

要 旨

嗅覚はヒトを含む脊椎動物において生きて行く上で重要な役割（食物の位置や種類・腐敗の判断，非言語的コミュニケーション，危険からの回避など）を担う感覚系である。嗅覚情報処理の最初の段階は外界にあるさまざまな揮発性分子が嗅覚受容体に受容され活動電位が惹起することによって生じる。ニオイの感覚は受容された揮発性分子の情報が活動電位によってニオイの情報に変換され，脳にニオイの信号が送られることによって生じる。ニオイ分子が嗅覚受容体に受容されるためには生体の行う吸入運動が必要である。吸入運動の中でも意識的あるいは無意識的に吸気状態を操作して能動的にニオイを嗅ぐ吸入運動をスニッフィング（Sniffing）という。スニッフィングはニオイ感覚の入力に関わるだけでなく，ニオイ刺激が入力された後の情報処理結果をも反映すると考えられている。そのためスニッフィングは嗅覚情報処理プロセスを解明するための重要因子と考えられている。

本稿では，スニッフィングの働きをニオイの感覚への影響という入力的側面とニオイ刺激の処理結果の反映という出力的側面の双方から調べることによって，ヒトの能動的な嗅覚のしくみを明らかにすることを試みた。

スニッフィングの入力的側面に関して，たとえばヒト以外の脊椎動物を対象とした電気生理学的知見ではスニッフィングに関わるフローレートの違いが嗅神経応答を変化させることが示されている。フローレートの違いにおける嗅神経応答の変化はニオイ分子の疎水性の程度に依存することが示されている（疎水性の高いニオイ分子は水に溶けにくいことを示す）。このようなニオイ分子の疎水性とフローレートとの相互作用的な嗅神経応答の変化は，嗅上皮上に分布される嗅覚受容体（嗅神経細胞）がニオイ分子の疎水性に依存して偏在していることと関係すると考えられている。つまり，疎水性の異なる多様なニオイ分

子を効率的に受容すべく偏って配置された嗅神経細胞の応答にスニッフィングパターンに関わるフローレートが影響を与えうる。

このようなニオイ分子の特性とフローレートとの相互作用は、ヒトの嗅覚にはどのような影響を与えるのであろうか。ヒトが能動的にスニッフィングを変えた場合にニオイ刺激の検出は変化するのであろうか。変化するのであれば、ニオイ刺激のどのような特性に依存するのであろうか。第2章では、ヒトの嗅覚特性を明らかにするため、生理学的知見をもとに分子特性の異なるニオイ刺激を用いてヒトの嗅覚検出閾に対するスニッフィングの効果を検討した。実験では、ニオイ分子の特性として、疎水性以外にも新たに考えられる要因としてクラスター（嗅球における神経集合領域）を加え、スニッフィングの効果を検証した。嗅上皮と嗅覚の一次中枢である嗅球の神経細胞は、空間的に対応した配置であることがわかっており、大別すると疎水性の違いによって背側と腹側で受容特性が異なることが知られている。すなわち、嗅上皮の背側部に位置する神経細胞は嗅球の背側部に、嗅上皮の腹側部に位置する神経細胞は嗅球の腹側部に軸索連絡がある。しかしながら、疎水性の程度と応答部位が一致しないニオイ分子があることも指摘されている（背側に神経応答を示すはずの疎水性の低いニオイ分子が腹側で神経応答を示す [逆のパターンも存在]）。このような疎水性の程度と応答部位が一致しないニオイ物質に対するスニッフィングの効果を含めて調べることによって、スニッフィングの効果がどのような要因を反映していたのかを知ることが出来る。実験の結果、スニッフィングの違いによって嗅覚検出閾が変化したニオイ物質はいずれも疎水性の高いニオイ物質であった。このような変化はクラスター（ニオイ物質の嗅球での応答部位）の違いおよびニオイ物質の心理的特性（快不快および覚醒的特性）の違いとは関連しなかった。よって、ヒトにおいてもまた他の哺乳類と同じように疎水性に依存したスニッフィングの効果が示された。このことから、疎水性によって異なる嗅覚特性がヒトにおいてもまた備わっている可能性が示唆された。

第2章では、スニッフィングを独立変数として操作し、刺激の入力に対する影響を明らかにしたのに対し、第3章および第4章では、スニッフィングを従属変数として測定し、スニッフィングがニオイ刺激から受ける影響（第3章）、およびニオイ刺激に付随する手がかり情報の違いから受ける影響（第4章）を検討した。

これまでは、快不快特性の異なるニオイ刺激、あるいは濃度の異なるニオイ刺激を実際に与えた場合にスニッフィングがどのように変化するかを調べた研究が主であった。第2章の結果から疎水性に依存した嗅覚特性が示唆されたため、第3章ではニオイ刺激の特性として新たに疎水性の要因を加え、ニオイ刺激の疎水性、主観的強度および快不快特性の違いがスニッフィングに与える影響を検討した。また、これまでの研究では、ある程度継続して複数回ニオイ刺激が提示され複数回のスニッフィングが平均化されていたため、単一の（1回の）スニッフィングに対するニオイ刺激の影響は明らかでなかった。しかしながら、ニオイ刺激の違いによるスニッフィングへの影響がどの段階で（何度目の吸入で）生じるのかを明らかにすることは、嗅覚情報処理過程におけるスニッフィングの役割を理解する上で重要なことである。特に、刺激に最初に接する際のスニッフィング（以下、ファーストスニフと記す）は、嗅覚情報処理過程の初期入力を規定しうるため重要なスニッフィングである。

そこで第3章では、先述したニオイ刺激の特性の違いがスニッフィングに与える影響を、単一スニフごとに検討した。実験の結果、ファーストスニフおよびセカンドスニフ（2回目に同ニオイ刺激に接触した際のスニッフィング）のいずれにおいてもニオイ刺激の違いによるスニッフィングへの影響は確認されなかった。しかしながら、刺激の有無の違いおよびファーストスニフとセカンドスニフの間にはスニッフィングの違いが認められた。検出課題において、ニオイ刺激が有る場合は無い場合よりもスニフ時間が短縮したのはニオイ刺激が検出された時点で処理が完了しスニッフィングに抑制的な働きが生じたためと

考えられる。これは、大脳皮質下で生じる濃度依存的な神経フィードバックシステムによるものであると考えられる。また、セカンドスニフでみられたスニフ時間の短縮には 2 つの要因が示唆された。一つは、ファーストスニフで得られた感覚的手がかりによって後続する刺激への注意が予め駆動され処理が促進されたことが考えられる。もう一つは、検出課題において刺激有りの条件であったため刺激の検出というボトムアップ処理がセカンドスニフのスニフの時間短縮に影響したと考えられる。つまり、感覚的手がかりというトップダウン的な処理の促進効果と検出課題における刺激有りの条件というボトムアップ処理の両方が関わっていたと考えられる。このことから、ファーストスニフとセカンドスニフのスニフ時間には知覚処理の違いが反映されることが明らかとなった。

第 3 章では、物理的に異なるニオイ刺激に対するスニッフィングへの影響を検討したのに対し、第 4 章では、物理的刺激は同一でありニオイ刺激に付随する手がかり情報が異なる場合にスニッフィングはどのように影響を受けるのかを調べた。操作した手がかり情報は色の違いおよび快不快ラベルの違いであった。これらの手がかり刺激はニオイの知覚を変化させることでよく知られている手がかり刺激である。そのため、第 4 章の目的には手がかり情報の違いによってニオイの知覚が変化する現象のメカニズムにスニッフィングがどのように関与しているのかを明らかにすることを視野に入れた。実験の結果、同一のニオイ刺激に異なる色を付随させた場合ニオイの知覚は色から影響を受け変化した。スニッフィングは手がかり情報（色）が異なっても変化しなかった。また、快不快の異なるラベルを同一のニオイ刺激に付随させた場合においてもニオイの知覚は快あるいは不快ラベルの影響を受け変化した。スニッフィングは変化しなかった。さらに、生理的反応（呼吸や心拍等）に影響を与えることで知られる“精油（天然香料；リラクゼーション目的で産業的・医学的に活用されている）”をニオイ刺激として用いて、ラベルによる手がかり情報をも与えた

場合のスニッフィングへの影響を検討したがいずれの場合においてもスニッフィングへの影響はみられなかった。また、仮にスニッフィングを変化させた場合に、同一のニオイ刺激に対する快評価が変化するののかも検討した。スニフパターンそのものの快評価はスロースニフ（緩徐な吸入）はファーストスニフ（急速な吸入）よりも高いことから、スロースニフで吸入した場合にニオイ刺激の快評価はファーストスニフよりも高くなるのかを調べた。しかしながら、スニフパターンの違いはニオイ刺激の選好判断に影響を与えなかった。以上のことから、ニオイの知覚は手がかり情報など文脈の影響を受け変化するがスニッフィング（ファーストスニフ）は影響を受けないことが明らかとなった。第2章の結果より、スニッフィングパターンが有意に異なれば感覚の入力段階ですでに異なった入力となされていることが示唆されるが、本実験の結果は文脈の違いによる嗅知覚の変化は刺激の入力段階よりも認知的処理段階で生じていることを示唆する。また、スニフパターンの違いによってもニオイ刺激の選好判断には影響を与えなかったことから、ファーストスニフのスニフパターンとニオイの快不快知覚は双方とも関連が低いことが示唆された。

本稿では、ヒトの嗅覚特性の解明と他の感覚から受ける影響のメカニズムを探るためスニッフィングを手がかりに一連の研究を行った。その結果、ヒトの嗅覚においてもまた、疎水性に依存した嗅覚システムがあることが示唆された。また、嗅覚情報処理過程の初期のスニッフィングにはニオイ刺激の種類の影響および文脈の違いの影響はみられないがニオイ刺激の有無の影響およびファーストスニフとセカンドスニフのスニフ時間には知覚処理の違いが反映されることが明らかとなった。このような知見はヒトの生理学的および心理学的な嗅覚のメカニズムを理解することに役立つとともに、現在産業的および医学的に急速に広まっているニオイの活用を支えることにも寄与するものと考えられる。